Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen.

II. DIE VERÄSTELUNG VON HYPHAENE.

Von

J. C. SCHOUTE.

(Mit Tafel VII).

Die afrikanische *Hyphaene thebaica* ist bekanntlich eine der wenigen monokotylen Bäume, welche sich regelmässig oberirdisch verzweigen. Unter den Palmen steht diese Form — mit noch einigen anderen *Hyphaene* sp. — in dieser Hinsicht einzig da. Nachdem das Studium der Verästelung von *Pandanus* [1]) meine Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand gelenkt hatte, habe ich auch diese *Hyphaene* in den Kreis meiner Beobachtungen gezogen. Ich war dabei so glücklich, die freundliche Hilfe des Herrn Professors A. Blandenier-Alexandrien zu erhalten, der das gewünschte Material zu besorgen übernahm. Für dieses freundliche Entgegenkommen und die vielen Mühen und Sorgen, die die Erhaltung, Konservierung und der Transport dieses Materials veranlassten, statte ich an dieser Stelle Herrn Blandenier öffentlich meinen herzlichsten Dank ab.

Die *Hyphaene*-Bäume sind in Ägypten überhaupt nicht so leicht zu erhalten, so dass das Exemplar, von dem das

1) Über die Verästelung bei monokotylen Bäumen. I. Die Verästelung von *Pandanus*. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. 20, 1906, S. 53.

Material stammt, aus Oberägypten aus dem etwa 1000 km von Alexandrien entfernten Esneh bezogen werden musste. Alle Schwierigkeiten, die wirklich nicht gering waren, hat Professor Blandenier aber auf die glücklichste Weise zu überwinden gewusst, sodass ich innerhalb Jahresfrist zwei schöne in Alkohol konservierte Verästelungsstücke von einer *Hyphaene* sp. erhielt.

Analog dem bei *Pandanus* Gefundenen [1]) lag die Voraussetzung nahe, dass auch hier die Verästelung von einer terminalen Blütenbildung eingeleitet wurde, sodass die Sprossverkettung eine sympodiale sein würde. Damit würde das Vorkommen verhältnismässig kleiner Blütenstände, wie sie von *Hyphaene* bekannt sind (½ bis 1 m lange Kolben nach Engler und Prantl) wohl vereinbar sein; wenn auch sonst bei den baumartigen Palmen die terminalen Infloreszenzen der hapaxanthen Formen sich durch ihre riesigen Dimensionen kennzeichnen, so brauchte das bei einem wiederholt blühenden, durch seitliche Ver-

1) Carano macht in seinen „Ricerche sulla Morfologia della Pandanacee" [Annali de Botanica. Vol. 5, S. 1] die Bemerkung [auf S. 4], dass die *Pandanen* nach seinen Befunden sich nicht ausschliesslich sympodial nach vorhergegangener Blütenbildung verzweigen, sondern auch öfters monopodial durch Austreiben der Achselknospen an normal weiterwachsenden Stämmen. Darin hat Carano ganz recht, denn eine monopodiale Verzweigung ist bei den *Pandanen* gar nicht selten, allerdings in derjenigen Region des Stammes, wo sich die Stelzwurzeln entwickeln; bei niedrigen strauchartigen Formen, wie *P. graminifolius,* kann diese Verzweigungsart sogar die herrschende sein. Bei der freien Verästelung in den höheren Teilen des Stammes, wo die Äste nicht durch Stelzwurzeln gestützt werden können, ist die monopodiale Verzweigung aber jedenfalls selten; hier herrscht die sympodiale Verzweigung entschieden vor. Von einer monopodialen Verzweigung in diesen Regionen sind mir wenigstens weder aus der Literatur noch aus eigener Beobachtung Fälle bekannt.

ästelung sich fortsetzenden Stamm natürlich nicht der Fall zu sein.

Es stellte sich nun aber bei Betrachtung der beiden Verästelungsstücke bald heraus, dass hier von einer terminalen Infloreszenz nicht die Rede sein konnte, weil zahlreiche Reste von unzweideutig lateralen Blütenständen zu beobachten waren. An den beiden Stücken waren die Narben der abgefallenen Blätter und die sie von einander trennenden mit Epidermis bekleideten Internodien sehr deutlich zu beobachten. Von dem einen Stück waren die beiden Vegetationskegel der Äste noch vorhanden, und an den oberen Partien dieser Äste waren die Blattscheiden und Teile der Blätter selber noch zu beobachten. In der Achsel eines jeden Blattes war nun die mit stark in die Breite gezogener schmaler Basis inserierte Achselknospe deutlich zu erkennen, gerade an der Stelle, wo man sie erwarten sollte, nämlich an der Stelle der umfassenden Blattscheide, welche nach oben in die Mittelrippe des Blattes überging. Diese Achselknospen gingen bei dem Blattfall ebenfalls verloren, ihre Narben aber blieben deutlich an der nackten Stammesoberfläche sichtbar. Von diesen Knospen waren nun mehrere zu Infloreszenzen ausgewachsen. Ein solcher Infloreszenzstiel von etwa ½ m war noch an einem Stück zu beobachten, an den Narben der verloren gegangenen Knospen zeigte sich aber deutlich, dass viele dieser Knospen ebenfalls so ausgewachsen gewesen waren, andere nicht.

Weil also seitliche Blütenstandsbildung augenscheinlich vorlag, so wäre es schon äusserst unwahrscheinlich, dass die Verästelung terminaler Blütenentwickelung zuzuschreiben sein würde; die Frage ist dann natürlich, wie es möglich ist, dass Seitenäste sich entwickeln. Denn für eine regelmässige Verästelung wie die der *Hyphaene* ist natürlich eine zufällige Beschädigung des Vegetations-

punktes des Stammes nicht als Ursache anzunehmen; es muss also eine andere regelmässig auftretende Ursache sein, welche den Vegetationspunkt des Stammes beseitigt.

Durch die günstige Beschaffenheit des Materials war nun eine Untersuchung dieser Verhältnisse ziemlich einfach, und es konnte festgestellt werden, dass die Verästelung hier dem Vorgang der wahren Dichotomie zu verdanken sein muss, dass also bei der Gabelung des Stammes kein Austreiben von Seitenknospen stattfindet, sondern dass der Vegetationspunkt des Stammes sich in zwei gesonderte Vegetationspunkte spaltet, von denen sich dann jeder einen neuen Vegetationskegel ausbildet. Dieses Resultat war um so bemerkenswerter, als die Dichotomie, welche bei den Kryptogamen anerkanntermassen häufig ist, bei den Phanerogamen bisher noch immer nicht einwandfrei nachgewiesen worden war. Ich werde am Schlusse dieses Aufsatzes eine kritische Literaturbetrachtung über das Vorkommen der dichotomen Verzweigung bei den Phanerogamen geben; gehe aber erst zur Beschreibung der bei *Hyphaene* gefundenen Verhältnisse über.

Von den beiden Verästelungsstücken ist das eine auf Tafel VII abgebildet worden. Auf der Photographie sind Blattnarben und die mit Epidermis bekleideten Internodien deutlich zu erkennen, auch einige von den schmalen langgezogenen Achselknospennarben sind zu erkennen. Von den Blättern sind nur zwei teilweise erhalten geblieben, die beiden Vorblätter der Gabelzweige. An dem natürlichen Objekt waren von allen Blättern die Achselknospen der Lage nach zweifellos zu bestimmen; wenn diese Lagen durch Stecknadeln angedeutet wurden, konnte man sich von den Blattstellungsverhältnissen leicht eine Idee machen.

Figur 1 gibt nun eine nach Tafel VII angefertige Umrisszeichnung wieder, in der die Lage der Achselknospen, soweit sie sich an dieser Seite des Objektes befanden,

verzeichnet ist. Auf der Photographie sind nun folgende Knospen hinreichend zu erkennen: von dem Fussstück No. 2, von dem linken Gabelzweig besonders No. 10; weniger deutlich auch No. 2. Weiter gebe ich hier noch

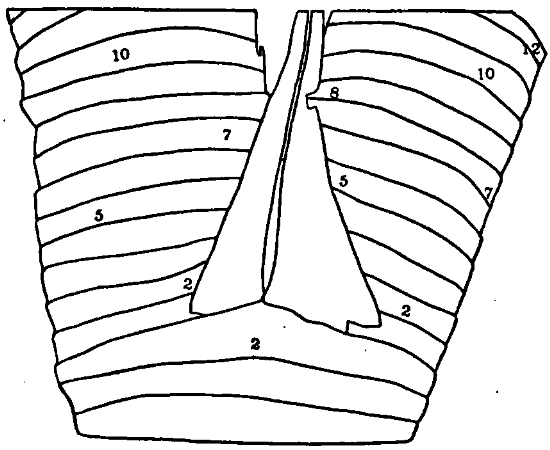


Fig. 1. Umrisszeichnung des Verästelungsstückes von Tafel VII mit Insertionslinien der Blätter. Lage der Mittelpunkte der Achselknospen durch Zahlen angedeutet.

ein Diagramm (Fig. 2) der Blattstellungsverhältnisse des ganzen Verästelungsstückes wieder.

Darin ist folgendes zu erkennen. Die beiden äusseren elliptischen Linien stellen die Insertionslinien der beiden erhaltenen Blätter des Fussstückes dar. Die Lage und Ausdehnung der Achselknospen dieser beiden Blätter ist durch eine dickere schwarze Stelle angegeben worden. Bei dem niedrigsten Blatte war diese Knospeninsertion nicht ganz unversehrt geblieben, so dass die Ausdehnung nach der einen Seite nicht gut anzugeben war. Innerhalb des zweiten Blattes folgen unvermittelt die beiden Gabelsprossen, deren erstes Blatt etwas besonders ausgebildet

ist. In dem Diagramm finden wir ausserhalb der hier ebenfalls ausgebildeten Achselknospe (in der Figur 2 beiderseits mit 1 angedeutet) an jedem ersten Blatt eine grosse nach aussen gelagerte schwarze Stelle, und an

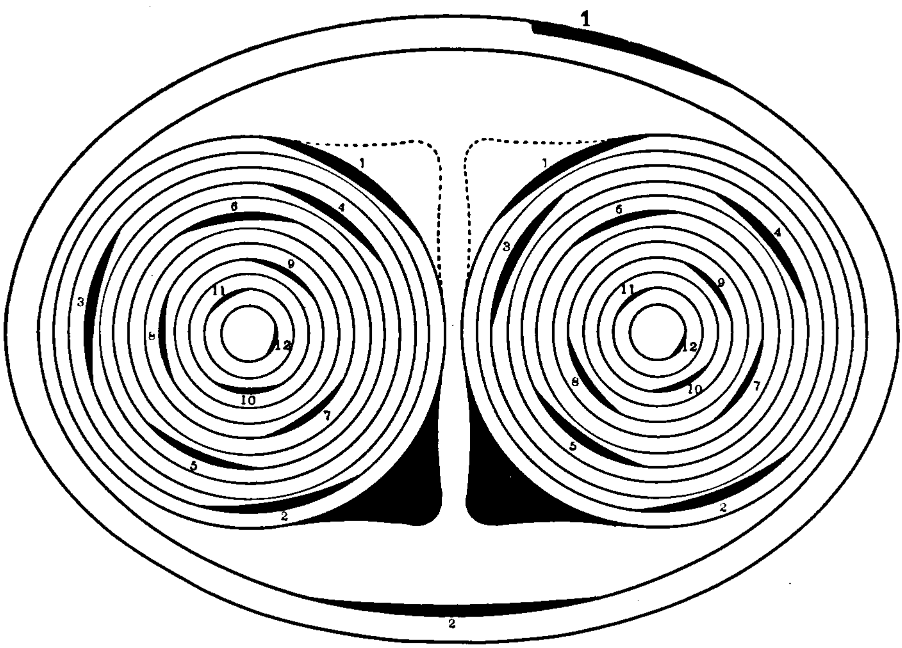


Fig. 2. Diagramm des Verästelungsstückes von Tafel VII. Die Zahlen sind bei den Mittelpunkten der Achselknospen eingesetzt und geben die Rangzahl des Blattes an. Die Knospen selbst sind durch schwarze sichelförmige Teile angedeutet, deren Länge bei den Blättern des Fussstückes der beobachteten Länge dieser Knospen proportional ist.

der anderen Seite, bei der Achselknospe den punktierten Umriss einer gleichförmigen Strecke. Damit sind die Kiele angedeutet, welche hier, wie auch sonst wohl, die Vorblätter tragen und welche als dicke Rippen auf den Blatt-

teilen zu sehen sind. Dass von jedem Vorblatt nur der eine Kiel angegeben ist, der zweite aber nur punktiert, rührt daher, dass nur der eine sicher beobachtet worden ist, während das Vorkommen des zweiten, wie unten näher auseinandergesetzt werden wird, nicht ganz sicher ist. Von den weiteren Blättern sind wieder die Insertionslinien und die Lage der Achselknospen gezeichnet; wir sind somit in der Lage, die Blattstellungsverhältnisse genau ermitteln zu können.

Aus dem Gesagten und aus der Betrachtung der Figuren geht also hervor, dass von allen Blättern ohne Ausnahme die Achselknospen vorhanden waren. Schon dieses weist darauf hin, dass die Verzweigung keine seitliche sein kann, denn wenn die Achselknospe eines Blattes sich entwickelt, so wird man natürlich später in der Achsel dieses Blattes nicht abermals eine Knospe finden, sondern nur den entwickelten Stamm. Bei den *Pandanen,* wo die seitliche Verästelung durch die eigentümliche Entwickelung der Seitensprossen äusserlich nicht sofort zu erkennen ist, findet man auch immer den Infloreszenzstielen gegenüber eine einzige Blattnarbe, welche keine Knospe in ihrer Achsel mehr zeigt und sich schon dadurch als die Narbe des Tragblattes des Seitensprosses kundgibt.

Wenn man hier bei *Hyphaene* zur Erklärung der Verhältnisse an der normalen seitlichen Verzweigung festhalten will, muss man entweder den einen der Gabelzweige als Fortsetzung der Hauptachse und den andern als einen Seitenzweig betrachten oder beide Gabelzweige fur lateral entstanden erklären, wobei dann der Hauptstamm eingegangen sein muss. Beiden Auffassungen stehen aber schwerwiegende Bedenken entgegen.

Betrachten wir zuerst die Annahme, dass eine von den beiden Gabelzweigen die Hauptachse sei, die andere eine laterale Achse. Letztere hat dann kein Tragblatt; wenn

man zu dieser Achse ein Tragblatt suchen will, so muss man entweder ein abortiertes Tragblatt annehmen, das oberhalb des Blattes 2 des Fussstückes rings um die beiden Gabelzweige laufen musste, oder man kann die Seitenachse als aus einer accessorischen Knospe des genannten Blattes 2 entstanden betrachten. Beide Auffassungen sind aber durchaus unhaltbar; das abortierte Blatt sollte schon besonders früh abortiert sein, nachdem zwischen dem höchsten Blatt des Fussstückes und den Gabelzweigen eine anscheinend intakte Epidermis zu beobachten ist; auch ist die Annahme einer accessorischen Knospe durch die Lage der Knospe höchst unwahrscheinlich. Dazu wäre jedenfalls noch die eigentümliche Form des ersten Blattes des als Hauptachse betrachteten Zweiges an sich schon ein sehr starker Hinweis auf die Unrichtigkeit dieser Auffassungen, denn solche gekielten Blätter treten bei den Monokotylen bekanntlich als Vorblätter neuer Sprossen auf, das Auftreten eines solchen Kieles an einem Mittelblatte eines Stammes wäre aber den gewöhnlichen Gesetzen gänzlich zuwider.

Zweitens könnte man versuchen, die beiden Äste als laterale Sprossungen aufzufassen, wobei der Hauptstamm sein Wachstum eingestellt hat. Man muss dabei aber wieder entweder die beiden Knospen als accessorische, zu dem obersten Blatte des Fussstückes gehörige Knospen deuten, oder ein oder zwei abortierte Tragblätter annehmen. Dazu ist von einem Rest einer Hauptachse zwischen den beiden Gabelästen nichts zu spüren.

Wir können also nicht anders schliessen, als dass hier der terminale Vegetationspunkt zu wachsen aufgehört hat und dass an seine Stelle in gleichen seitlichen Entfernungen von dem früheren zwei neue getreten sind: mit anderen Worten, dass die Verästelung hier dichotom eingetreten ist. In dieser Auffassung werden wir nun noch

bestärkt, wenn wir die Verhältnisse des zweiten Verästelungsstückes in Betracht ziehen, von dem ein Diagramm in Fig. 3 gegeben ist. Darin ist zuerst eine sehr grosse Übereinstimmung mit Fig. 2 zu bemerken. Genau wie

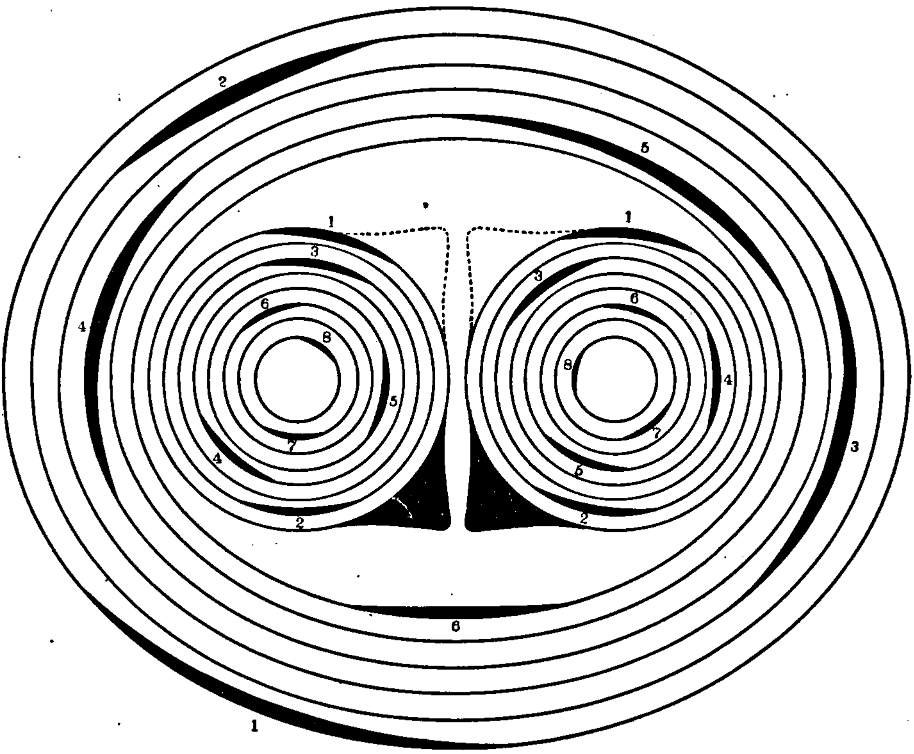


Fig. 3. Diagramm des zweiten Verästelungsstückes. Die Längen der sechs Knospen des Fussstückes sind den beobachteten Längen dieser Knospen proportional gezeichnet.

dort sehen wir hier die beiden Gabelsprossen ganz unvermittelt dem höchsten Blatte des Fussstückes folgen, und die ersten Blätter sind mit ganz ähnlichen Kielen

versehen. Eine Sache, auf die ich besonders hinweisen möchte, ist, dass die Achselknospe des letzten Blattes des Fussstückes in beiden Fällen genau so gelagert ist, dass die Ebene zwischen den beiden Gabelsprossen auch diese Achselknospe halbiert. Weil dies in beiden Verästelungsstücken zutrifft, so haben wir darin wohl ein regelmässige Erscheinung bei dieser Verästelung zu erblicken. Wir werden im Folgenden noch bemerken, dass bei den dichotom sich verästelnden höheren Kryptogamen in sehr vielen Fällen eine ähnliche Disposition zu bemerken ist, sodass wir auch auf dieses so gestellte höchste Blatt des Fussstückes den bei den Kryptogamen üblichen Namen Angularblatt anwenden können. Weiter ist auch die Lage der Achselknospen der Vorblätter eine regelmässige, diese sind an der von der Angularblattknospe abgewandten Seite zu finden.

Es ist nun noch einiges von den an den Vorblättern der Gabelsprossen sich befindlichen Kielen zu sagen. In beiden Diagrammen habe ich die Kiele bloss an derjenigen Seite, welche der Angularblattknospe zugewandt ist, ausgezeichnet und an der gegenüberliegenden Seite punktiert. Es ist deshalb geschehen, weil das Vorkommen von Kielen an der einen Seite feststand, an der gegenüberliegenden aber nicht. Dass an dieser gegenüberliegenden Seite Kiele vorkamen, dafür sprach die Insertionsstelle des Vorblattes und auch die Lage der Achselknospen, welche bei den zweikieligen adossierten Blättern der Monokotylen öfters dem einen Kiele gegenüber liegen. Dagegen waren von allen vier Vorblättern, welche hier vorhanden gewesen waren, die Hälften, die der Angularblattknospe zugewandt waren, mitsamt ihren Kielen erhalten geblieben, (Siehe Tafel VII) obwohl die Stücke nur sehr wenig Blattreste zeigten; die vier anderen Hälften waren aber nicht mehr da. Das kann natürlich auf Zufall beruhen, aber auch auf der

durch die Kiele vermittelten festeren Verbindung mit dem Stamm. Vielleicht sind also an beiden Seiten der Vorblätter Kiele vorhanden gewesen, sicher ist das aber nicht, und weil wir es hier, wie wir noch sehen werden, mit dem ersten wirklich sicheren Fall von Dichotomie bei den Phanerogamen zu tun haben, so lässt sich auf Grund der Analogie natürlich nicht viel aussagen. Die Blattstellungsverhältnisse sind bei den beiden Stücken nicht dieselben. Im ersten betrachteten Fall sind sowohl bei dem Fussstück als bei den Gabelsprossen die Blattspiralen nach rechts aufsteigend (von innen aus betrachtet), also gegenschraubig; die Gabelsprossen sind also mit dem Fusstücke homodrom. Bei dem zweiten Stück aber ist das Fussstück mit dem in dem Diagramme rechts gezeichneten Gabelspross gegenschraubig, der linke Gabelspross dagegen schraubig; der eine Gabelspross is also mit dem Fusstücke homodrom, der andere nicht. Feste Verhältnisse sind also in dieser Hinsicht vielleicht nicht vorhanden. Bemerkenswert ist noch die Ungleichheit in den Winkeln zwischen den aufeinander folgenden Blättern, namentlich zwischen den ersten Blättern der Gabelsprossen. Das Vorblatt und das zweite Blatt der Gabelsprossen stehen in drei von diesen vier Fällen sogar mehr als 180° auseinander (wenn man wenigstens nicht bei dem zweiten Blatte eine „Umstimmung" der Spirale annehmen wird.)

Wir müssen nun noch die hier bei *Hyphaene* gefundenen Verhältnisse vergleichen mit demjenigen, was in der Literatur als Dichotomie beschrieben worden ist.

Das ist schon deshalb hier angebracht, weil es noch zu untersuchen ist, inwiefern auf die hier geschilderten Verhältnisse der Terminus Dichotomie anzuwenden ist. Im vorigen habe ich diesen Verzweigungsvorgang wiederholt als einen dichotomen bezeichnet; wenn wir die vorhandene Literatur vergleichen, so ergibt sich alsbald, dass dies

nach mehreren Autoren nicht zulässig ist. Im allgemeinen sind die Ansichten darüber, welchen Anforderungen ein Verästelungsprozess genügen muss, um als Dichotomie betrachtet zu werden, recht verschieden.

Wir können dabei als Extreme z. B. Rohrbach und Velenovsky einander gegenüberstellen. Rohrbach [1]) will keine Dichotomie anerkennen [2]), wenn nicht die Scheitelzelle des Stengels durch eine mit der ursprünglichen Wachstumrichtung zusammenfallende Wand geteilt wird (ausgenommen bei gewissen Algen, wo Verästelung ohne Zellteilung stattfindet); bei den Phanerogamen, welche ohne Scheitelzelle wachsen, kann er daher gar keine Dichotomie annehmen. Das Kriterium wird also in einer ganz bestimmten Entstehungsweise gesucht, während die spätere Entwickelung für die Beurteilung keine Bedeutung hat. Demgegenüber meint Velenovsky [3]), dass in solchen Sachen die Entwickelung nicht einmal mehr berücksichtigt werden darf: „Wir legen... darauf, auf welche Weise die Seitenknospen in der Jugend ihre Grundlage bilden, gar kein Gewicht, da wir wissen, dass die Entwickelung in der Jugend über die morphologische Bedeutung der fertigen Organe gar nichts zu entscheiden hat." [4]) Demgemäss nimmt er auch bei der Beurteilung der Dichotomie keine Rücksicht auf entwicklungsgeschichtliche Tatsachen. Dazwischen steht dann eine ganze Reihe von anderen, unter sich noch stark abweichenden Meinungen anderer Autoren.

Es empfiehlt sich daher, abgesehen von allen Meinungen, die nackten Tatsachen etwas näher zu betrachten. Es handelt sich hier um die Unterscheidung zweier Veräste-

1) P. Rohrbach. Beiträge zur Kenntniss einiger Hydrochariden. Abh. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. 12, 1868. S. 53.
2) l. c. S. 67.
3) J. Velenovsky. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I. Teil. Prag, 1905.
4) l. c. S. 130.

lungsweisen; die eine soll durch Spaltung der Endknospe oder des Gipfels im allgemeinen, die andere durch seitliche Verzweigung stattfinden. Dass eine solche Unterscheidung schwierig sein kann, rührt natürlich daher, dass die seitliche Verzweigung immer höher am Stengel stattfinden kann und schliesslich dem Gipfel so naherückt, dass Übergänge zur Dichotomie entstehen.

Die Unterschiede zwischen diesen beiden Prozessen kann man nun auf zweierlei Gebieten suchen. Erstens kann man die Entwickelung bis in die frühesten Stadien verfolgen; man kann, wenn eine Scheitelzelle vorliegt, die Teilungen dieser Zelle studieren und untersuchen, ob vielleicht in diesen Teilungen schon die Verästelung begründet wird. Das ist im allgemeinen der Weg, den die älteren Autoren eingeschlagen haben, namentlich Nägeli und Schwendener [1], Sachs [2], Rohrbach [3], Warming [4], der vielleicht am nachdrücklichsten den Unterscheid zwischen beiden Verästelungsweisen auf die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen beschränkt, weiter Kny [5], Kraus [6], Kaufmann [7], und in neuerer Zeit Koch [8] und Went [9].

1) Nägeli und Schwendener. Das Mikroskop, 1867, S. 606.
2) J. Sachs. Lehrbuch der Botanik, 4e Aufl. 1874, S. 172.
3) l. c.
4) Eug. Warming. Forgreningsforhold hos Fanerogamerne, betraegtede med saerligt Hensyn til Klövning af Vaekstpuntet. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter 5e Reihe, Bd. 10, 1872.
5) L. Kny. Sitzungsberichte der Ges. naturforschender Freunde zu Berlin, 19 Dez. 1871, 16 Jan. 1872, auch in Bot. Zg. 1872, Sp. 341 und 699.
6) G. Kraus. Ueber den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Sitzungsber. d. phys. med. Societät zu Erlangen 5 Dez. 1870; auch Bot. Zg. 1871, Sp. 120.
7) Kauffmann. Ueber die Bildung des Wickels bei den Asperifolien. Nouveaux Mémoires de la soc. imp. des naturalistes de Moscou, vol. 13, livr. 3 (1871) p. 237; kurzer Bericht in Bot. Zg. 1869, Sp. 885.
8) Ludwig Koch. Die vegetative Verzweigung der höheren Gewächse, Pringheim's Jahrb. Bd. 25. 1893, S. 380.
9) F. A. F. C. Went. Der Dimorphismus der Zweige von *Castilloa elastica*. Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg. Vol. 14, 1897, S. 1.

Man kann aber auch den Unterschied — so wie ich es oben bei der Untersuchung der *Hyphaene* getan habe — auf anderem Gebiete suchen, nämlich in den morphologischen Verhältnissen, in der gegenseitigen Stellung von Achsen und Blättern. Dies kommt bei den niedrigen Pflanzenformen natürlich weniger oder gar nicht in Betracht, bei den Phanerogamen und bei vielen Kryptogamen kann es uns wahrscheinlich von Nutzen sein. Wenn wir bei der seitlichen Verästelung der Phanerogamen eine regelmässige Beziehung zwischen Achselblatt und Seitenknospe finden, so können wir erwarten, dass bei der Dichotomie dieses Verhalten sich wenigstens in einer anderen Form äussern wird, wenn es nicht gänzlich aufgehoben sein wird.

Ausschliesslich auf diesem Gebiete sind die Unterschiede zwischen seitlicher und dichotomer Verzweigung gesucht von Velenovsky [1] und Servít [2]; auf diesem Gebiete, mehr oder weniger in Vereinigung mit dem vorigen, ebenfalls von älteren Autoren, nämlich von Magnus [3] und Eichler [4].

Von vornherein lässt sich natürlich nicht sagen, welche von diesen beiden Kriterien der Verzweigung am „richtigsten" ist. Man kann aber wohl untersuchen, welche von den beiden die am meisten naturgemässe Einteilung liefert. Und wenn man die Frage so stellt, so ist die Antwort unzweideutig auf seiten der letztgenannten Betrachtungsweise; die morphologischen Kriterien gewähren eine weit

1) l. c.

2) M. Servít. Über die Verzweigungsart der Muscineen. Beihefte zum Bot. Centralbl. Bd. 22, 1e Abt. 1907, S. 287.

3) Magnus. Sitzungsberichte der Ges. naturforschender Freunde zu Berlin, 16 Jan. 1872, auch Bot. Zg. 1872, Sp. 720.

4) A. W. Eichler. Blüthendiagramme I Leipzig 1875, S. 35.

bessere Einteilung als die entwicklungsgeschichtlichen. Fangen wir mit den Ergebnissen dieser entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an, so können wir im allgemeinen sagen, dass die Unterscheidung zweier Verzweigungsarten auf entwicklungsgeschichtlicher Basis ganz und gar gescheitert ist. Die Ergebnisse zeigten, dass nicht nur alle Übergänge zwischen seitlicher und dichotomer Verzweigung vorlagen (was ja nicht gegen die Einteilung an sich sprechen würde) sondern dass auch die nämlichen pflanzlichen Gebilde bald durch seitliche Verzweigung, bald dichotom entstanden. Namentlich mit den Wickeln der Asperifolien und der Solaneen war das der Fall, dort sollten bei nahe verwandten Pflanzen die nämliche Infloreszenzen bald durch Dichotomie, bald monopodial, bald auch als „monopodial angelegte Sympodien" entstehen [1]. Wohl mit Recht schreibt Eichler [2]: „Ein solches Resultat kann natürlich dem vergleichenden Morphologen wenig gefallen"; er „sträubt sich dagegen" und sagt, dass er die Dichotomie in solchen Fällen nicht als eine solche im eigentlichen Sinne betrachten will.

Auch abgesehen von diesen Wickeln, wo das Künstliche und Bedeutungslose der gemachten Unterscheidung so sehr hervortritt, finden wir, dass die Entwickelung keine Merkmale liefert, um Dichotomie und seitliche Verzweigung von einander zu trennen. Daher überall verschiedene Auffassungen bei den verschiedenen Autoren, die zum Teil recht merkwürdig sind. So war von Kny eine Verästelung von *Metzgeria furcata* beschrieben [3], wo die Scheitelzelle sich nicht durch eine senkrechte Wand in zwei neue Scheitelzellen teilt, sondern eins ihrer letzten Segmente bildet

1) Kaufmann und Kraus locis citatis.

2) l. c. S. 35.

3) L. Kny, Pringsheim's Jahrb. 4, 1865.

eine neue Scheitelzelle; die so entstandenen zwei Scheitelzellen geben dann Veranlassung zu einer Gabelung des Thallus. Wenn nun auch nach Hofmeister[1]) bei derselben Pflanze ebenfalls eine „echte, durch Teilung der Scheitelzelle eingeleitete Dichotomie" eintreten kann, so findet Rohrbach das dennoch „nicht auffallend"[2]) und nennt mit Kny und Warming eine solche Verzweigung nicht Dichotomie. Warming fügt noch hinzu[3]), dass, wenn z. B. die beiden jüngsten Segmente der Scheitelzelle sich zu Scheitelzellen umbilden und die alte Scheitelzelle zu wachsen aufhört, er das ganz der bekannten Pseudodichotomie von *Syringa* gleichsetzt. Aus diesen Ausführungen wird hinreichend klar werden, dass diejenigen Erscheinungen, die in dieser Literatur als seitliche Verzweigung, unechte Dichotomie und echte Dichotomie einander gegenüber gestellt werden, in den meisten Fällen alle nur Modifikationen einer einzigen Verzweigungsweise sind und dass, wenn es wirklich zwei verschiedene Verzweigungsweisen gibt, die Unterscheidungsmerkmale bisher auf entwicklungsgeschichtlichem Gebiete noch nicht gefunden sind.

Wenn wir nun der morphologischen Betrachtungsweise näher treten, so finden wir in der älteren Literatur davon nur Spuren, nämlich die erwähnten Ausführungen Eichlers und die Meinung Magnus', dass „Verzweigungen, die eine bestimmte Beziehung zu einem Gliede der gegliederten Axe zeigen", niemals als Dichotomie betrachtet werden können, „wenn auch der Zweig noch so nahe dem Scheitel angelegt wird"[4]), d. h. also, dass eine Knospe, die deutlich in der Achsel eines Blattes steht, immer lateral

1) Vergl. Untersuchungen 22.
2) Rohrbach, l. c. S. 66.
3) Warming, l. c. S. 14.
4) l. c. Bot. Zg, Sp. 720.

entstanden sein muss. Der Meinung hat aber Warming auf das energischste widersprochen [1]), und man hat sie nicht weiter in Betracht gezogen.

Dagegen finden wir bei Velenovsky und Servít das schon oben erwähnte öffentliche Veto gegen die von Morphologen ausgeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ausgesprochen. Und was wichtiger ist, daneben finden wir, zumal bei Velenovsky, eingehende Studien über Blattstellung und Sprossverkettung bei den verschiedenen Pflanzengruppen und auch eine Ausarbeitung der Unterscheidung von Dichotomie und seitlicher Verzweigung nach diesen Gesichtspunkten. Dabei kommt Velenovsky zu dem Schluss, [2]) dass bei den Lebermoosen neben der dichotomischen auch eine regelmässige Seitenverzweigung aus den Blattachseln stattfindet, dass bei den Laubmoosen wie bei den Phanerogamen bloss die axillare und monopodiale Verzweigung, bei den Gefässkryptogamen ausschliesslich die Dichotomie oder das quirlige Monopodium vorkommt (abgesehen von der lateralen adventiven Verzweigung). Ich fühle mich nicht dazu berufen, über die Richtigkeit dieser Angaben zu urteilen, muss aber gestehen, dass die Durchführung der Ansichten bei den einzelnen Gruppen gewiss viel Anziehendes hat. Jedenfalls ist auch das Resultat geeignet, das Vertrauen in die Kriterien der Unterscheidung der beiden Verzweigungsarten zu erhöhen. Ausserdem ist es noch etwas anderes, was dazu entschieden beiträgt. Bei der lateralen Verzweigung finden wir nach Velenovsky sowohl bei den Bryophyten als bei den Phanerogamen die Seitensprossen gebunden an die Blattachsel. Bei der Dichotomie finden

1) **Warming**, l. c. S. 18.
2) l. c. S. 114.

wir nun sowohl bei den meisten Lebermoosen, wie namentlich Servít [1]) nachgewiesen hat, wie auch bei den Gefässkryptogamen, [2]) dass bei der Dichotomie nur insofern eine bestimmte Orientation der Achsen zu den Blättern auftritt, dass das höchste Blatt des Fussstückes mit seiner Mediane genau zwischen den beiden Gabelzweigen steht. Wenn die Blätter der Pflanze sonst unsymmetrisch ausgebildet sind oder die Blattinsertion am Stengel nicht horizontal sondern schräg verläuft, so ist das genannte Blatt immer symmetrisch und horizontal eingepflanzt. Dieses Blatt, das sich immer nur an der einen Seite der Dichotomie findet, ist dieser Eigentümlichkeiten wegen mit dem besonderen Namen Angularblatt belegt worden.

Wenn wir also nochmals fragen, was die besten Unterscheidungsmerkmale zwischen Dichotomie und seitlicher Verzweigung zu liefern im stande ist, die Entwicklungsgeschichte oder die morphologische Betrachtung, so ist auf Grund der Ergebnisse beider Methoden die Antwort nicht fraglich. Freilich glaube ich, dass Velenovsky etwas zu weit geht, wenn er sich „über die Entwicklungsgeschichte stellt." Wenn auch die Entwicklungsgeschichte hier weniger zu leisten vermag, als man vielleicht erwartet haben würde, so ist das doch kein Grund dafür, die Entwicklungsgeschichte völlig von den Betrachtungen auszuschliessen. Im Falle von *Hyphaene* habe ich keine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung ausgeführt, aber nur deshalb nicht, weil das Material dazu nicht vorhanden war; dass aber die Entwickelung nicht gänzlich vernachlässigt werden darf, geht meines Erachtens schon aus folgendem hervor. Von Leitgeb war bei den Lebermoosen

1) M. Servít. Über die Verzweigungsart der Muscineen. Beihefte zum Botan. Centralblatt. Bd. 22, 1e Abt. 1907, S. 287.

2) Velenovsky. l. c. S. 246.

ein Unterschied gemacht worden zwischen der „Endverzweigung aus der Segmenthälfte" und der „Endverzweigung aus dem basiskopen Basilarteile." Was mit diesen schönen Namen gemeint ist, kann man in Engler und Prantl leicht nachschlagen. [1]) Nun fand Servít aber, [2]) dass bei der ersteren Verzweigungsweise stets ein Angularblatt vorhanden ist, bei der zweiten aber nicht. Darin liegt aber doch wohl ein Hinweis, dass die Entwickelung für die Morphologie doch nicht so ganz bedeutungslos ist.

Jedenfalls aber steht wohl fest, dass die Morphologie für die Verzweigungsweise wichtigere Merkmale liefert als die Entwickelung. Dieses Ergebnis, das man vielleicht nicht erwartet haben würde, ist bei näherer Betrachtung nicht so befremdend. Die morphologische Differenzierung entsteht am Vegetationskegel der Pflanze schon sehr früh, jedenfalls ebensofrüh wie die ersten sichtbaren Kennzeichen dieser Differenzierung, wahrscheinlich aber früher. Was wir aus der Entwicklungsgeschichte kennen lernen, sind nun diese ersten sichtbaren Kennzeichen der Differenzierung; diese sind eben durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nur mit viel Mühen und Schwierigkeiten zu beobachten. Die morphologische Betrachtung der fertigen Organe beobachtet dieselben Differenzierungen mit einer viel grösseren Leichtigkeit und Sicherheit und kann viel grössere Materialmengen in Betracht ziehen und an einem und demselbem Pflanzenteil die gegenseitigen Beziehungen aller Organe beobachten, nicht nur die von bloss einem oder zweien, welche eben in der Entwickelung begriffen sind, wie bei der Entwicklungsgeschichte. Dazu aber kann die Betrachtung der fertigen Organe uns nicht nur die Stellung sondern auch eine ganze Menge

1) Die natürlichen Pflanzenfamilien Teil I. Abt. 3. 1. Hälfte S. 66.

2) l. c. S. 288.

von Eigentümlichkeiten dieser Organe kennen lernen, während man in der Entwicklungsgeschichte nur mit undifferenzierten Höckern zu tun hat, welche von allen ihnen innewohnenden Eigenschaften bloss die Grösse und die — in den meisten Fällen immer gleiche — Form zeigen.

Die morphologische Betrachtung ist also eigentlich in jeder Hinsicht überlegen, die Entwicklungsgeschichte kann dem, was die Morphologie uns lehrt, meistens nichts oder nur sehr wenig hinzufügen, während die Beobachtungen der Morphologie leichter, sicherer und umfassender sind und sich beziehen auf Sachen, die im allgemeinen früher als dasjenige, was die Entwicklungsgeschichte uns zeigt, so entstanden sind. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, [1]) dass, wenn der Entwicklungsgeschichte in vielen Sachen in der Botanik eine zu grosse Bedeutung zugemutet wird, dieses wohl hauptsächlich unter dem Einfluss der Zoologie geschieht; in der Tat liegen in der Zoologie die Verhältnisse ganz anders.

Nach den hier entwickelten Ansichten ist es selbstredend, dass ich der Behauptung Velenovskys [2]) dass alle bisher angeführten Fälle der Dichotomie bei den Phanerogamen falsch aufgefasste Formen der Sympodien oder Monopodien sind [3]), unbedingt beipflichte. Bei allen bisher angeführten Fällen hatten wir in ausgewachsenem Zustande keine Veranlassung, von einer Dichotomie zu reden; dagegen beruhte die Annahme bloss auf der Tatsache, dass „Hauptspross" und „Seitenachse" (wie in den betreffenden Arbeiten die beiden Zweige bisweilen auch ganz richtig

---

1) J. C. Schoute. Die Stelär-Theorie. Groningen 1902, Groningen und Jena 1903, S. 138.

2) J. Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen II. Teil, Prag 1907.

3) l. c. S. 612.

genannt wurden [1]), durch verfrühte Entwicklung der Seitenachse gleich gross waren und der Scheitel sich somit in zwei annähernd gleiche Teile „spaltete".

Nur bei *Hyphaene* haben wir den ersten Fall einer echten Dichotomie bei den Phanerogamen, wo die morphologischen Verhältnisse ganz von denjenigen der seitlichen Verzweigung abweichen, dagegen mit demjenigen, was wir bei den dichotomen Kryptogamen fanden, durch das Auftreten eines „Angularblattes" deutlich übereinstimmen. Nur wird hier der Unterschied der Dichotomie mit der seitlichen Verzweigung dadurch noch etwas stärker hervorgehoben, dass hier neben der Dichotomie auch die seitliche Verzweigung bei jedem Blatte vorkommt, sodass alle Blätter, das Angularblatt einbegriffen, eine Knospe in ihrer Achsel tragen. Dadurch wird die Sache so deutlich, dass eine einfache Untersuchung zweier ausgewachsenen Verästelungsstücke, wie hier vorliegt, vollkommen genügt, die Dichotomie mit Bestimmtheit nachzuweisen.

Wir haben uns nun zum Schluss noch die Frage vorzulegen: Ist für das Vorkommen der jedenfalls unter den Phanerogamen sehr seltenen Dichotomie bei *Hyphaene* auch irgend eine Veranlassung anzugeben? Ich glaube, dass dies wirklich der Fall ist. In der Einleitung zu dem ersten Artikel über die Verästelung der monokotylen Bäume habe ich hervorgehoben, welche Schwierigkeiten für Bäume ohne Dickenwachstum mit der Verästelung bestehen. Nun ist natürlich die Dichotomie in solchem Falle die denkbar beste Aushilfe; dadurch ist die schönste Verbindung des Stammes mit den Zweigen leicht erreichbar. Es braucht also nicht zu befremden, dass, während bei den Pandanen die terminale Blütenbildung die Möglichkeit zur Verästelung eröffnete, bei anderen Bäumen

1) z. B. bei **Went**, l. c., passim.

wo keine terminalen Blüten gebildet werden, einmal ein anderer Weg eingeschlagen wird und die Dichotomie, welche sonst bei den Phanerogamen wohl erloschen zu sein scheint, dort wieder auflebt. In dieser Richtung kann wenigstens ein Hinweis auf die Ursachen, welche diese Erscheinung hier hervorgerufen haben, gefunden werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Bei *Hyphaene* sp. (*thebaica*?) findet die bekannte Verzweigung des Stammes statt durch Dichotomie.

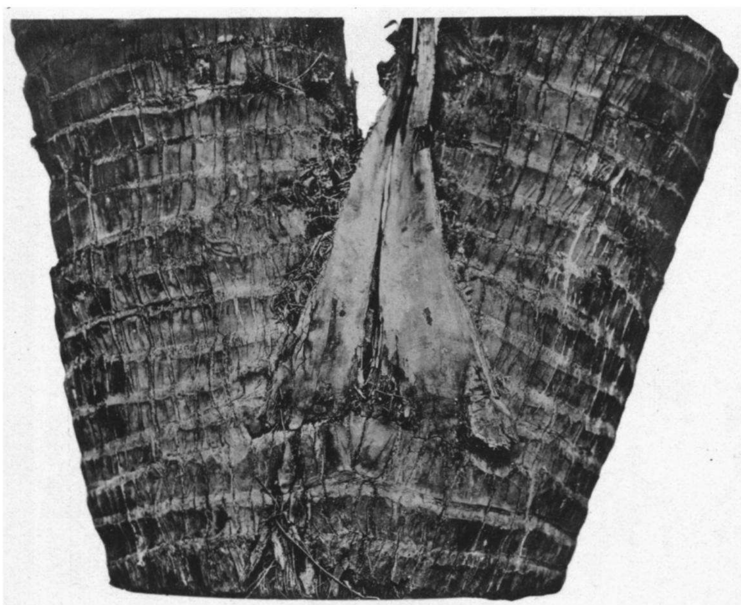
2. Bei dieser Dichotomie finden wir, wie bei den meisten dichotom sich verästelnden *Muscineen* und *Pteridophyten* ein Angularblatt, das demjenigen dieser Kryptogamen ganz entspricht.

3. Der hier betrachtete Fall von Dichotomie bei einer phanerogamen Pflanze ist der erste in der Literatur beschriebene.

GOUDA, Juni 1909.

ERKLÄRUNG DER TAFEL VII.

Verästelungsstück von dem Stamme von *Hyphaene* sp. (*thebaica*?) von der Seite des Angularblattes gesehen. Die Blätter sind alle schon abgefallen, nur von den beiden Vorblättern der Gabelsprosse ist ein Teil erhalten. $^{2}/_{9}$ nat. Grösse.



Photo, Jac. Veenhoff.

Phototypie L. VAN LEER & C° Amsterdam.